Acta Œcologica
Œcol. Plant., 1985, Vol. 6 (20), n° 1, p. 31-40.

Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.)

II. — *Étude des lessivats naturels de feuillage, de litière et d'humus*

M. Becker et J. Drapier
Laboratoire de Phyto-Écologie forestière,
Centre de Recherches forestières, I. N. R. A., *Champenoux 54280 Seichamps.*

RÉSUMÉ

Une étude précédente a montré les propriétés toxiques des hydrosolubles des aiguilles du sapin vis-à-vis de ses propres semis. Des dispositifs de recueil de lessivats ont été installés en forêt même, dans deux stations, l'une acidophile à moder-mor, à régénération abondante, l'autre neutro-acidocline à mull acide, à régénération déficiente.

Des tests biologiques sur le cresson alénois (*Lepidium sativum* L.) montrent que, quelle que soit la station, les pluviolessivats s'égouttant des houppiers de sapin sont phytotoxiques, ce qui confirme les observations de laboratoire; le niveau de toxicité, très lié à la teneur en carbone organique, varie au long de l'année selon les conditions pluviométriques précédant la récolte. Ces propriétés ne se retrouvent pas dans les lessivats de litière *Ao*, recueillis dans des lysimètres cylindriques. Mais elles se manifestent à nouveau fortement dans les lessivats du mull acide (horizon A_1), recueillis sur des lysimètres à plaques, alors que ceux du moder-mor ont plutôt un effet stimulant. La phytotoxicité du mull acide est nettement aggravée en présence d'un tapis herbacé dense de grande fétuque (*Festuca altissima* All.), dont le potentiel allélopathique avait déjà été décelé. Les lessivats de mull acide freinent fortement (32 %) la croissance racinaire de semis de sapin, ce qui établit la portée écologique du phénomène.

L'autotoxicité du sapin offre une explication séduisante aux phénomènes d'alternance d'essences, sapin-hêtre ou sapin-épicéa, classiquement observés, et un argument pour le retour, dans les stations non acidophiles, à des peuplements mélangés, plus proches du climax.

MOTS-CLÉS : Abies alba - Festuca altissima - *Régénération naturelle - Station forestière - Humus - Allélopathie - Autotoxicité - Alternance d'espèces.*

ABSTRACT

A previous study showed the toxic properties of aqueous extracts of white fir needles for its own seedlings. Some apparatuses have been set up in two forest sites in order to collect natural leachates: an acidophilous site on moder-mor, characterized by a numerous natural regeneration, and a neutro-acidophilous site on acid mull, characterized by a very deficient regeneration.

Bioassays on cress (*Lepidium sativum* L.) show that, whatever the site may be, rain leachates dripping from the fir crowns are phytotoxic; this confirms the previous laboratory results. The toxicity level is closely correlated with the organic carbon content of the leachates and varies all through the year according to the rainy conditions prior to samples. Those properties are not found again in the litter leachates (collected in cylindrical lysimeters). But they strongly reappear in the leachates of the acid mull (collected on plate lysimeters), whereas the leachates of the moder-mor have rather a stimulating effect. The toxicity of the acid mull is chiefly aggravated in presence of a dense herbaceous layer

of fescue (*Festuca altissima* All.), whose allelopathic potential had been previously detected. The acid mull leachates clearly decreased the root growth in fir seedlings (32 %); this fact establishes the ecological significance of the phenomenon.

The autotoxicity of fir offers an attractive explanation for the phenomena of tree species alternation (fir-beech or fir-spruce) which are classically observed in forest, and a key-point for the restoration, in non-acidophilous sites, to mixed stands, nearer from climax.

KEY-WORDS: Abies alba - Festuca altissima - *Natural regeneration - Forest site - Allelopathy - Autotoxicity - Species alternation.*

1. — INTRODUCTION

Dans les Vosges, comme dans d'autres régions, certaines sapinières se régénèrent difficilement par la voie naturelle. Une étude phyto-écologique (DRAPIER, 1980) a confirmé et précisé la nette relation, déjà décelée antérieurement (ROUSSEAU, 1960) entre l'aptitude à la régénération et le type de station, défini essentiellement par la végétation et par l'humus. Les sapinières acidophiles, à humus de type moder à mor, se régénèrent bien, alors qu'à l'opposé les sapinières neutrophiles et neutro-basophiles, à humus de type mull mésotrophe à eutrophe, se régénèrent très difficilement par la voie naturelle. Entre ces deux extrêmes, les sapinières neutro-acidoclines et acidoclines, à humus de type mull acide à mull-moder, se régénèrent faiblement; mais un certain nombre d'entre elles présentent une quantité importante de très jeunes semis. Ces semis se différencient nettement de ceux des stations acidophiles par un système racinaire moins développé et par une mycorhization moins bonne.

Divers indices laissaient entrevoir l'existence possible de phénomènes d'ordre allélopathique contrariant la régénération de certaines sapinières. Une première étude, menée essentiellement au laboratoire, a mis en évidence les propriétés phytotoxiques indéniables des hydrosolubles d'aiguilles de sapin vis-à-vis de ses propres semis (BECKER & DRAPIER, 1984). Ces propriétés se manifestent quels que soient l'âge (1 à 4 ans) et la nature des aiguilles (aiguilles d'ombre ou de lumière), l'époque de l'année et le lieu de prélèvement (station acidophile à bonne régénération ou station neutro-acidocline à régénération déficiente). Elles se traduisent chez les jeunes semis de sapin par une inhibition du développement racinaire, accompagnée de nécroses, ce qui correspond bien aux symptômes observés en forêt sur les jeunes semis des sapinières neutro-acidoclines et acidoclines.

Ce phénomène d'autotoxicité du sapin pourrait contribuer à l'explication des difficultés de régénération évoquées ci-dessus, ainsi qu'à celle de phénomènes d'alternance entre essences classiquement observés dans les Vosges et dans le Jura (sapin-hêtre ou sapin-épicéa). Toutefois, il n'est *a priori* pas évident que les propriétés décelées au laboratoire se manifestent effectivement en forêt ou y aient une importance décisive. En effet, les macérations d'aiguilles de sapin testées au laboratoire ont une concentration en carbone organique beaucoup plus élevée (300 à 2 000 ppm) que celle des pluviolessivats naturels des sapinières (10 à 50 ppm); de plus, il est vraisemblable que leurs compositions qualitatives et quantitatives en composés organiques diffèrent plus ou moins. Enfin demeure inexpliqué le fait que l'expression de ce potentiel allélopathique apparaît lié au type de station et au fonctionnement de l'écosystème; en effet, rappelons-le, les sapinières acidophiles ne présentent pas de difficultés de régénération.

Il convenait donc de vérifier l'hypothèse d'une auto-intoxication du sapin par l'étude *in situ* de deux types de sapinières, l'une acidophile, à humus de type moder-

mor et à bonne régénération, l'autre neutro-acidocline, à humus de type mull acide et à régénération déficiente. Les deux sites d'étude, choisis très proches, sont situés sur les crêtes de Mortagne (Vosges); leurs caractéristiques stationnelles sont résumées dans le tableau I. Dans chaque sapinière ont été recueillis, à différentes époques de l'année, les pluviolessivats s'égouttant des houppiers, ainsi que les lessivats de litière et d'humus. Les propriétés de ces solutions ont été éprouvées sur la croissance de semis de sapin et sur celle d'une plante test classique, le cresson alénois (*Lepidium sativum* L.). Des essais préalables ont montré l'absence d'effets significatifs sur la germination de ces mêmes espèces.

TABLEAU I. — *Caractéristiques phyto-écologiques des stations étudiées.*

	Station neutro-acidocline	Station acidophile
Caractéristiques stationnelles générales		
Végétation dominante	*Festuca altissima*	Mousses acidophiles (*Dicranum scoparium, Rhytidiadelphus loreus, Pleurozium schreberi...*)
Altitude	650 m	645 m
Position topographique	Haut de pente	Haut de pente
Pente	6°	11°
Exposition	Sud-ouest	Nord-ouest
Type de sol	Sol brun acide	Sol ocre podzolique
Type d'humus	Mull acide	Mull-moder
Régénération	Faible	Excellente
Age	80 à 100 ans	80 à 100 ans
Caractéristiques chimiques de l'horizon A_1 (moyennes sur 5 prélèvements)		
pH (H_2O)	4,0	3,1
pH (K Cl)	3,1	2,8
$S = Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^+$	1,64	2,83
T = S + acidité d'échange	8,32	12,12
S/T (%)	18,6	23,3
H^+/T (%)	15,0	40,4
Mn^{2+}/T (%)	6,0	0,6
Mn^{3+}/T (%)	53,6	0,0

2. — PROTOCOLES ET DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX

2.1. PRÉLÈVEMENT DES SOLUTIONS

2.1.1. *Dispositif*

Le but étant de comparer les propriétés des solutions de deux écosystèmes caractérisés par une essence commune, le sapin, le dispositif de prélèvement a été installé sous un étage dense de sapins (régénération âgée sous le peuplement adulte), à sol dépourvu de végétation herbacée. Mais, dans la station neutro-acidocline, ce type de situation, d'ailleurs difficile à trouver, ne correspond pas à la réali-

té écologique moyenne. C'est pourquoi un dispositif supplémentaire a été ajouté, destiné à recueillir les lessivats de sol dans une zone caractérisée par l'absence de régénération et, parallèlement, par une végétation herbacée importante dominée par la grande fétuque (*Festuca altissima* All.). La collecte des lessivats de sol s'est faite dans cinq fosses, deux dans la station acidophile (sous une régénération haute de sapin), et trois dans la station neutro-acidocline (dont deux sous régénération haute et une sous fétuque).

Plusieurs modalités de récupération des solutions ont été mises en œuvre (fig. 1) :

— *les pluviolessivats* sont recueillis par des impluviums (plaques ondulées de fibre de verre) de $1 m^2$, placés à 1 m au-dessus du sol sous des sapins adultes (un impluvium par station);

— *les lessivats de litière* (horizon A_0) sont récupérés dans des lysimètres cylindriques en P. V. C. de 25 cm de diamètre (quatre lysimètres par station); la litière, prélevée sans bouleverser les différentes couches, a été disposée dans ces lysimètres sur un lit de graviers de quartz servant de drain;

— *les lessivats de l'horizon A_1* sont receuillis sur des lysimètres en plaques de polyéthylène (30 × 40 cm), enfoncés horizontalement à la base de l'horizon; ce type de lysimètre a l'avantage de peu bouleverser les horizons et d'intégrer les apports latéraux ainsi que les apports racinaires de la végétation (deux lysimètres par fosse);

— *une partie des eaux de détention* de l'horizon A_1 a été extraite par pression en utilisant la presse Richards modifiée à une pression voisine de 20 bars (méthode décrite par BONNE, 1981).

Ces divers lessivats sont récupérés dans des pots de plastique enrobés d'une feuille d'aluminium. Ils sont ensuite filtrés à 0,45 μ, puis conservés au congélateur à − 20° C ou lyophilisés.

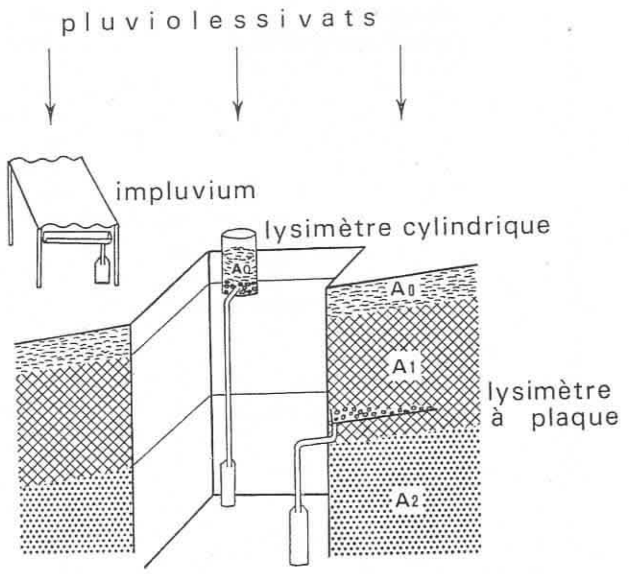

FIG. 1. — Schéma des dispositifs de récolte des divers lessivats.

2.1.2. *Calendrier des prélèvements*

Le dispositif a été mis en place en octobre 1981. Les solutions ont été prélevées à la fin de l'automne (période du 17 au 20 septembre), au début du printemps suivant (période du 29 mars au 1er avril), au début de l'été (période du 11 au 14 juin) et au début de l'automne 1982 (période du 5 au 8 octobre). Ces périodes de recueil très courtes (3 jours) ne correspondent donc qu'à des clichés instantanés de l'évolution saisonnière des solutions dans l'écosystème.

2.2. Test biologique sur la croissance du cresson

Les différentes solutions prélevées (pluviolessivats, lessivats des horizons A_0 et A_1, eaux de rétention) ont été testées sur la croissance de la radicule du cresson alénois, à l'obscurité et à 20° C. Chaque traitement comprend 2 boîtes de Pétri contenant chacune 25 graines de cresson, réparties uniformément sur une feuille de papier filtre imbibée par 4 ml de la solution à tester. Le témoin est réalisé avec de l'eau déminéralisée. Après 120 heures, on mesure la longueur de la radicule des jeunes plantules et l'on calcule la longueur moyenne par boîte.

2.3. Test sur la croissance de jeunes semis de sapin

L'expérimentation s'est déroulée en serre chaude, du 20 octobre au 20 décembre 1982. Chaque traitement comprend 15 semis disposés par 5 dans des pots de platique contenant 900 ml de sable siliceux préalablement lavé à l'acide chlorhydrique et rincé. Ces semis, provenant de graines préalablement soumises à un prétraitement au froid destiné à lever leur dormance (+ 3° C pendant 28 jours), sont repiqués après 15 jours de mise en germination.

Ont été testés : les lessivats de l'horizon A_1 du mull acide et du moder-mor, ainsi que les pluviolessivats prélevés en avril 1982 dans la station neutro-acidocline. Faute de disposer d'une quantité suffisante de lessivat et d'humus pour les deux mois de culture du sapin, nous avons dû mélanger les solutions de plusieurs époques de prélèvement (novembre 1981 : 3/10; mars 1982 : 1/10; juin 1982 : 1/10; octobre 1982 : 5/10).

Les lessivats ont été testés après addition d'une solution nutritive (1/10 du volume) de même composition que celle utilisée précédemment (Becker & Drapier, 1984). Le témoin est réalisé avec la même solution nutritive diluée 10 fois dans de l'eau déminéralisée. Le substrat est maintenu à la capacité au champ par deux arrosages hebdomadaires. A la fin de l'expérimentation, on observe la morphologie des semis et l'on détermine leur poids sec (partie aérienne et partie racinaire).

3. — RÉSULTATS

Les résultats des tests de croissance sont consignés dans les tableaux II (pour le cresson) et III (pour les semis de sapin).

Tableau II. — *Influence des divers lessivats sous sapin sur la croissance de la radicule du cresson* (en % du témoin).

	Pluvio-lessivat	Lessivat A_0	Lessivat A_1 (sous jeunes sapins)	Lessivat A_1 (sous fétuque)	Eaux de rétention A_1
Station neutro-acidocline					
Novembre 1981	105	129 (**)	40 (**)	—	—
Avril 1982	93	131 (**)	27 (**)	21 (**)	120
Juin 1982	79 (*)	122 (**)	35 (**)	15 (**)	60 (*)
Octobre 1982	40 (**)	116	112	35 (**)	—
Station acidophile					
Novembre 1981	18 (**)	105	101		—
Avril 1982	22 (**)	107	103		—
Juin 1982	99	113	112		114
Octobre 1982	15 (**)	97	118		—

Différence significative : (*) Au seuil de 1 %.
(**) Au seuil de 1 ‰.

TABLEAU III. — *Poids sec des semis de sapin après deux mois d'arrosage avec les divers lessivats recueillis sous sapinière* (en % par rapport au témoin).

Pluviolessivats		Lessivats A_1 moder		Lessivat A_1 mull	
Partie aérienne	Partie racinaire	Partie aérienne	Partie racinaire	Partie aérienne	Partie racinaire
101	90	91	107	93	68 (*)

(*) Différence significative au seuil de 5 %.

Les lessivats d'horizons A_2

Ceux du mull acide inhibent fortement la croissance racinaire du cresson (15 à 40 % du témoin, différence significative à 1 ‰) à l'exception, difficilement explicable, des lessivats prélevés à l'automne 1982 sous régénération haute de sapin. Ils se différencient ainsi nettement des lessivats d'horizons A_1 du moder-mor, qui ont plutôt un léger effet stimulant sur la croissance du cresson (effet non significatif). Il convient de remarquer que les lessivats recueillis sous fétuque sont toujours les plus inhibiteurs, même à l'automne 1982.

Ces propriétés phytotoxiques se manifestent également sur la croissance du sapin et se traduisent par une inhibition du développement racinaire (moins de racines courtes); la diminution du poids sec racinaire (68 % du témoin) est significative à 5 % près (test de Student). D'autres études permettent de penser que cet affaiblissement racinaire se serait répercuté sur la partie aérienne au cours de la saison suivante (BECKER, 1977).

Les lessivats de litière

Ils ne présentent pas de propriétés allélopathiques; au contraire, les lessivats de la litière du mull stimulent la croissance de la radicule du cresson (différence significative à 1 ‰ pour les récoltes de novembre 1981 et d'avril 1982).

Les pluviolessivats

La plupart inhibent plus ou moins fortement la croissance de la radicule de cresson. Ce pouvoir inhibiteur semble varier en fonction de la saison de prélèvement et de la station d'origine. Les pluviolessivats prélevés dans la station acidophile en novembre 1981, avril 1982 et octobre 1982 sont inhibiteurs; dans la station neutro-acidocline, seuls les pluviolessivats d'octobre et de juin 1982 présentent ces propriétés.

En fait, ces variations apparaissent très liées aux variations de teneur en carbone des pluviolessivats, les solutions les plus riches en matière organique étant phytotoxiques (tableau IV). On a vu précédemment (BECKER & DRAPIER, 1984) que la phytotoxicité des hydrosolubles d'aiguilles vertes était indépendante de la station; les différences entre stations constatées ici doivent donc être liées au dispositif de prélèvement, qui n'est pas répétitif et qui n'intègre donc pas les variations quantitatives et qualitatives des pluviolessivats à l'intérieur de l'écosystème. Quant aux variations saisonnières, elles sont liées aux conditions climatiques précédant la date de prélèvement des solutions. Les données pluviométriques de la station météorologique du

Haut-Jacques ont permis d'étudier cette corrélation. Les pluviolessivats d'avril et d'octobre 1982 ont été prélevés après une période relativement sèche de 5 à 7 jours; ils sont assez fortement phytotoxiques. Les pluviolessivats peu toxiques de juin 1982 correspondent à une période pluvieuse importante.

TABLEAU IV. — *Variation de la phytotoxicité des pluviolessivats selon la date de récolte et leur teneur en carbone organique.*

Station	Neutro-acidocline				Acidophile			
Date de récolte	11/81	4/82	6/82	10/82	11/81	4/82	6/82	10/82
Longueur radicule du cresson (% du témoin)	105	93	79	40	18	22	99	15
Teneur en carbone organique (m-mole/l)	0,9	1,4	0,8	2,4	1,7	3,1	1,2	4,3

Les conditions pluviométriques influent donc très nettement sur la concentration en matière organique et en substances phytotoxiques des pluviolessivats. Cette observation confirme *a posteriori* l'interprétation avancée antérieurement (BECKER & DRAPIER, 1984) pour expliquer les variations observées dans la teneur en hydrosolubles des aiguilles de sapin.

Quant aux semis de sapin, leur croissance n'apparaît pas significativement perturbée par les pluviolessivats utilisés; mais ceux-ci, rappelons-le, correspondent à la récolte d'avril 1982, et l'observation précédente montre que ce résultat n'est pas probant, car la même récolte était également sans effet sur le cresson du fait de sa faible teneur en produits phytotoxiques.

CONCLUSION GÉNÉRALE ET DISCUSSION

L'étude des solutions issues de deux écosystèmes sapinières a permis de confirmer et de préciser *in situ* les relations allélopathiques du sapin vis-à-vis de ses propres semis.

Les aiguilles vivantes du sapin (*Abies alba* Mill.) contiennent des principes phytotoxiques auxquels les semis sont sensibles. D'abord mises en évidence en conditions artificielles à partir de macérations, ces propriétés se retrouvent, bien que moins prononcées, dans les pluviolessivats recueillis en forêt même; elles ne dépendent pas du type de station, mais leur intensité est étroitement liée aux conditions pluviométriques du moment et, partant, à la concentration des solutions en composés toxiques.

Les lessivats de litières Ao apparaissent non phytotoxiques, et ceci dans toutes les stations. Il y a donc, au cours de la traversée de la litière, soit une inactivation brutale (par exemple par adsorption), soit une transformation chimique rapide plus ou moins poussée, sans doute liée à l'activité microbienne.

Puis les propriétés phytotoxiques réapparaissent dans les eaux gravitaires du mull acide (stations neutro-acidoclines à régénération déficiente), et là seulement. La présence d'un tapis dense de grande fétuque (*Festuca altissima* All.) est un facteur aggravant, ce qui confirme des résultats antérieurs (BECKER & BENNETT, 1980). Par contre, les eaux gravitaires du moder, sur les stations acidophiles à bonne régénération,

n'ont pas de propriétés inhibitrices, et semblent même avoir un léger effet stimulant, qui rejoint les observations de PARKE *et al.* (1983) sur *Pseudotsuga menziesii* et *Thuja plicata*.

La détoxification temporaire dans le Ao du mull (par ailleurs très mince : 1 cm environ, contre 4-6 cm dans le moder) apparaît assez mystérieuse. Peut-être les propriétés phytotoxiques des pluviolessivats sont-elles localement compensées par l'action stimulante d'autres composés présents dans les débris végétaux (aiguilles sèches), comme cela a été observé chez d'autres espèces (BECKER, à paraître).

Si le rôle de composés phytotoxiques complexes dans les difficultés de régénération du sapin semble bien établi, il reste à approfondir la genèse et la nature chimique précise de ces substances. Les composés toxiques mis en évidence dans le mull acide peuvent, soit provenir directement des retombées biologiques du sapin et s'accumuler peu à peu dans l'humus (alors qu'ils seraient détoxifiés et/ou entraînés rapidement dans le moder), soit être produits au sein de l'humus par transformation physico-chimique ou biologique de produits primaires, ou par néosynthèse microbienne (ce qui autoriserait alors à nier le rôle direct des parties aériennes...).

Une étude biochimique approfondie des solutions du sol apparaît donc nécessaire. Il conviendrait en particulier de suivre l'évolution des substances allélopathiques au sein de la litière et de l'humus, et d'étudier leurs relations avec la microflore du sol et la mycorhization des semis. Seule cette étude devrait permettre de comprendre comment le potentiel allélopathique du sapin est réprimé sur moder et pourquoi il s'exprime sur mull, malgré une rémission au sein de la litière.

Il importe également d'élargir l'étude à d'autres types de sapinières, en particulier aux sapinières neutrophiles et neutro-basophiles, où les difficultés de régénération naturelle sont encore plus accusées.

Il conviendrait enfin de préciser davantage la part relative de responsabilité des phénomènes d'ordre allélopathique parmi l'ensemble des facteurs intervenant dans la régénération du sapin. Certains d'entre eux, d'ailleurs, peuvent entrer en jeu en interaction avec le potentiel allélopathique. C'est le cas de l'alimentation en eau (FISHER, 1978), en particulier la sécheresse (MATVEEV, 1967, 1977) ou, au contraire, l'excès d'humidité (SALESSES & JUSTE, 1970; SANDERSON & AMSTRONG, 1978); c'est le cas également des divers composants de la microflore : bactéries nitrifiantes (RICE, 1977; LODHI, 1978), champignons pathogènes (DANIEL & SCHMIDT, 1972; ASHTON & WILLIS, 1982) et flore mycorhizienne (HANDLEY, 1963; OLSEN *et al.*, 1971; ROBINSON, 1972).

Il serait en particulier intéressant d'étudier le rôle possible de l'allélopathie dans la perturbation de l'assimilation du manganèse (ROUSSEAU, 1960). Ce rôle pourrait être, soit direct, ainsi que cela a déjà été proposé dans d'autres situations pour le fer (DELEUIL, 1950), soit indirect, par le biais d'une modification de la microflore bactérienne et/ou fongique du sol, ce qui rejoindrait les observations de VALLÉE (1966) : celui-ci met en évidence le rôle capital de la microflore des divers humus sous sapinières dans le cycle du manganèse, mais sans mettre en avant l'aspect allélopathique possible de la question. Il conviendrait en particulier de reprendre de nouvelles expérimentations sur le manganèse, pour savoir si cet élément peut atteindre des niveaux de concentration réellement toxiques pour le sapin ou si les différences de teneur observées dans les divers humus sont seulement une des caractéristiques parmi d'autres de leur variabilité.

Quant à l'influence du type d'humus sur la flore mycorhizienne, elle a déjà été établie (DRAPIER, 1983) : non seulement le système racinaire sur moder est plus déve-

loppé, mais il est aussi bien mieux mycorhizé; ceci rejoint les observations de KOWALSKI (1982), qui constate par ailleurs des attaques d'un pathogène secondaire *(Cylindrocarpon destructans)* dans les stations à mauvaise régénération, espèce dont le développement serait inhibé par les mycorhizes dans les stations à bonne régénération.

Sur un plan plus général, ces phénomènes complexes — même s'ils restent à préciser — offrent une explication séduisante aux alternances d'essences sapin-épicéa ou sapin-hêtre couramment observées (SIMAK, 1951), en particulier dans les Vosges et dans le Jura (FRANÇOIS, 1942; ROUSSEL, 1956). Dans des conditions stationnelles apparemment homogènes, les semis de sapin s'installent vigoureusement sous les hêtres ou les épicéas, que ceux-ci soient isolés ou par bouquets, alors qu'ils sont pratiquements absents dans le reste de la parcelle. Diverses explications ont déjà été proposées : influence du pH (LACHAUSSÉE, 1947), mais il s'agit essentiellement de la corrélation observée également au début de notre étude; compétition au niveau des systèmes racinaires, en particulier pour l'eau (DUCHAUFOUR, 1953); mais aussi intoxication d'origine organique (BRINAR, 1971) et/ou minérale (VALLÉE, 1966).

Nos observations vont dans le sens d'une intoxication organique et constituent un argument pour préconiser — au moins dans les stations non acidophiles — le maintien ou le retour progressif à des peuplements mélangés. Dans les Vosges en particulier, de nombreuses sapinières pures actuelles sont en fait climaciquement des hêtraies-sapinières. Un rééquilibrage avec le hêtre devrait à terme constituer une alternative au reboisement artificiel en douglas ou en épicéa, qui est encore aujourd'hui la seule issue possible du gestionnaire pour régénérer certaines vieilles futaies de sapin.

BIBLIOGRAPHIE

ASHTON D. H. & WILLIS E. J., 1982. — Antagonisms in the regeneration of *Eucalyptus regnans* in the mature forest. In: NEWMAN E. I., ed., *The community as a working mechanism*, Blackwell scientific publications, 113-128.

BECKER M., 1977. — Contribution à l'étude de la transpiration et de l'adaptation à la sécheresse de jeunes plants résineux. Exemple de trois sapins du pourtour méditerranéen (*Abies alba, A. nordmanniana, A. numidica*). *Ann. Sci. forest.*, **34**, 2, 137-158.

BECKER M., *à paraître*. — Influence de la lumière sur les relations allélopathiques des espèces forestières.

BECKER M. & BENNETT P., 1980. — Propriétés allélopathiques d'une graminée forestière : la grande fétuque (*Festuca silvatica* Vill.). *C. R. 6e Coll. intern. Ecol. Biol. Systém. Mauv. Herbes*, COLUMA-EWRS, Montpellier, tome **2**, 451-460.

BECKER M. & DRAPIER J., 1984. — Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). I. Propriétés phytotoxiques des hydrosolubles d'aiguilles de sapin. *Acta Œcologica, Œcol. Plant.*, **5** (19), 347-356.

BONNE M., 1981. — Variations saisonnières des éléments en solution dans les eaux de gravité et les eaux capillaires de trois sols acides de Lorraine. *Thèse Doct. 3e cycle*, Univ. Nancy 1, 69 p.

BRINAR M., 1971. — [The effect of "kolins" on seed germination, in connexion with the alternation of certain forest tree species]. *Gozd. Vestn.*, **29**, 2/3, 65-83 (en serbe).

DANIEL T. W. & SCHMIDT J., 1972. — Lethal and nonlethal effects of the organic horizons of forested soils on the germination of seeds from several associated conifer species of the Rocky Mountains. *Can. J. forest. Res.*, **2**, 179-184.

DELEUIL G., 1950. — Mise en évidence de substances toxiques pour les thérophytes dans les associations du *Rosmarino-Ericion*. *C. R. Acad. Sci.*, **230**, 1362-1364.

DRAPIER J., 1980. — Influence de l'humus et de la végétation sur la régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). Hypothèse allélopathique. *Mémoire DEA Univ. Nancy 1. Doc. Lab. Phyto-écol. forest.*, INRA, 44 p.

DRAPIER J., 1983. — Les difficultés de régénération des sapinières vosgiennes. Importance de l'humus et rôle de l'allélopathie. *Thèse 3e cycle Univ. Nancy I. Doc. Lab. Phyto-écol. forest.*, INRA, 133 p.
DUCHAUFOUR P., 1953. — Régénération de l'épicéa et pédologie. *Rev. forest. franç.*, 257-268.
FISHER R. F., 1978. — Juglone inhibits pine growth under certain moisture regimes. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, **42**, 5, 801-803.
FRANÇOIS T., 1942. — A propos d'un phénomène d'alternance. *Bull. Soc. forest. Franche-Comté*, **23**, 853-860.
HANDLEY W. R. C., 1963. — Mycorrhizal associations and *Calluna* heathland afforestation. *Bull. For. Comm.*, London, **36**, 1-70.
KOWALSKI S., 1982. — Role of mycorrhiza and soil fungi in natural regeneration of fir (*Abies alba* Mill.) in Polish Carpathians and Sudetes. *Eur. J. for. Path.*, **12**, 107-112.
LACHAUSSÉE E., 1947. — La régénération de l'épicéa en haute montagne. *Rev. Eaux et Forêts*, p. 281.
LODHI M. A. K., 1978. — Comparative inhibition of nitrifiers and nitrification in a forest community as a result of the allelopathic nature of various tree species. *Amer. J. Bot.*, **65**, 10, 1135-1137.
MATVEEV N. M., 1967. — [Accumulation and activity of plant secretions in Pine plantations in the steppe zone in relation to soil moisture content]. *Nauc. Dokl. Vyss. Skoly. (Biol. Nauki)*, **8**, 84-87.
MATVEEV N. M., 1977. — [Allelopathic activity of woody and shrub plants in the steppe zone]. *Botanicheskie Nauki*, **2**, 158, 77-81.
OLSEN R. A., ODHAM G. & LINDEBERG G., 1971. — Aromatic substances in leaves of *Populus tremula* as inhibitors of mycorrhizal fungi. *Physiol. Plant.*, **25**, 122-129.
PARKE J. L., LINDERMAN R. G. & TRAPPE J. M., 1983. — Effects of forest litter on mycorrhiza development and growth of Douglas-fir and western red cedar seedlings. *Can. J. forest. Res.*, **13**, 4, 666-671.
RICE E. L., 1977. — Some roles of allelopathic compounds in plant communities. *Bioch. Syst. and Ec.*, **5**, 201-206.
ROBINSON R. K., 1972. — The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizal fungi. *J. Ecol.*, **60**, 219-224.
ROUSSEAU L. Z., 1960. — De l'influence du type d'humus sur le développement des plantules de sapins dans les Vosges. *Ann. Ec. nat. Eaux et Forêts*, **17**, 17-115.
ROUSSEL L., 1956. — A propos d'une nouvelle étude sur le phénomène d'alternance. *Bull. Soc. forest. Franche-Comté*, 217-222.
SALESSES G. & JUSTE C., 1970. — Recherches sur l'asphyxie radiculaire des arbres fruitiers à noyau. I. Rôle éventuel de certaines substances présentes dans les racines de pêcher *P. persica*. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 1, 87-103.
SANDERSON P. L. & AMSTRONG W., 1978. — Soil waterlogging, root rot and conifer windthrow: oxygen deficiency or phytotoxicity? *Plant and Soil*, **49**, 1, 185-190.
SIMAK M., 1951. — Untersuchungen über den natürlichen Baumartenwechsel in schweizerischen Plänterwäldern. *Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw.*, 27.
VALLÉE G., 1967. — Nouvelles contributions à l'étude du rôle du manganèse dans la régénération de la sapinière vosgienne. *Thèse Doct. Ing.*, Univ. Nancy, 161 p.